

Evaluación de poblaciones segregantes producidas a partir de cruzamientos entre tomate cultivado y la accesión silvestre PI134418 de *Solanum habrochaites* var. *glabratum* resistente al pasador del fruto.

Evaluation of segregating populations from crosses between cultivated tomato and PI134418 wild accession of *Solanum habrochaites* var. *glabratum* with resistance to the fruit borer.

Edwin F. Restrepo S.,¹ Franco A. Vallejo C.,² Mario Lobo A.³

^{1,2} Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia. AA 237. Palmira, Valle del Cauca, Colombia (autor para correspondencia: efrestrepos@palmira.unal.edu.co). ³Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. Corpoica La Selva. Antioquia. Colombia.

REC: 30 – 10 - 07 ACCEPT: 17 – 12 - 07

RESUMEN

Se realizó la evaluación de poblaciones segregantes producidas a partir de cruzamientos entre tomate *S. lycopersicum* L. cv. maravilla y la accesión silvestre PI134418 de *S. habrochaites* var. *glabratum* resistente al pasador del fruto *N. elegantalis*. Se encontró que hay dominancia de los alelos que disminuyen la expresión del carácter peso promedio de fruto. El método del retrocruzamiento resultó más eficiente que el de la autofecundación, para contrarrestar la dominancia de los alelos que codifican por el tamaño pequeño del fruto. Los tricomas y el número promedio de frutos por racimo no ejercieron ningún efecto sobre el ataque de los frutos por parte del pasador; mientras que el peso promedio de fruto sí tuvo efecto importante sobre dicho ataque, de tal manera que el insecto tiende a producir mayor daño a medida que se incrementa el peso promedio de fruto. Las poblaciones RC₁ y RC₂ se comportaron como las típicas segregantes para los caracteres evaluados y exhibieron amplia variabilidad en los mismos. El método del retrocruzamiento fue efectivo para romper la asociación negativa entre el peso promedio de fruto y la resistencia al insecto. El peso promedio de algunos de los frutos en los recombinantes RC₂ fluctuó entre 45.1 y 68.6 g y mostraron resistencia al pasador.

Palabras claves: *Solanum lycopersicum*, *Neoleucinodes elegantalis*, autofecundación, tricomas, dominancia.

ABSTRACT

Evaluation of segregating populations from crosses between cultivated tomato *S. lycopersicum* L. cv. maravilla and PI134418 wild accession of *Solanum habrochaites* var. *glabratum* with resistance to the fruit borer *N. elegantalis* was made. There was dominance of alleles that decrease the expression of the character mean fruit weight. The backcrossing method was more efficient than selfing in order to counteract the dominance of alleles that encode by small fruit size. The trichomes and the mean number of fruit per bunch did not produce any effect on the fruit attack by the fruit borer; while that mean fruit weight had important effect on this attack, therefore, the insect tends to produce more damage with the increasing in the mean fruit weight. The RC₁ and RC₂ populations showed segregating typical behavior for evaluated characters, presenting high variability in all of them. The backcrossing method was effective to break the negative association between mean fruit weight and the resistance to the insect. The mean fruit weight in the RC₂ recombinant was between 45.1 and 68.6 g and showed resistance to the fruit borer.

Key words: *Solanum lycopersicum*, *Neoleucinodes elegantalis*, selfing, trichomes, dominance.

INTRODUCCIÓN

El pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* es uno de los insectos plaga que limitan severamente la producción de tomate *S. lycopersicum* en Colombia, Venezuela, Ecuador y Brasil (Vallejo, 1999; Marcano, 1991; Eiras y Blackmer, 2003).

Luckwill (1943) describió en el género *Solanum* sección *Lycopersicum* siete tipos de tricomas, los no glandulares (tipos II, III y V) y los glandulares (I, IV, VI y VII). El tipo VI presente en la especie *S. habrochaites* tiene cabeza multicelular y tiene importancia enorme como factor de resistencia a insectos. La

densidad de ese tipo de tricomas es una característica valiosa para los programas de resistencia varietal a insectos.

Williams *et al.* (1980) reportaron que la 2-tridecanona (2-TD) es el principio activo de la resistencia a insectos en la accesión PI 134417 de *S. habrochaites* var. *glabratum*. La 2-TD está ausente en el interior de las hojas y se encuentra concentrada en la superficie de las mismas en los tricomas glandulares. Aragao *et al.* (2000) encontraron alta correlación positiva entre la cantidad de 2-TD y la densidad de tricomas tipo VI y alta correlación negativa entre el daño causado por la araña roja *Tetranychus urticae* y las variables densidad de tricomas tipo VI y contenido de 2-TD.

Neves *et al.* (2003), al evaluar cinco progenies F₃ de cruzamientos entre el cultivar de tomate IPA-6 y la accesión PI134418 de *S. habrochaites* var. *glabratum*, reportaron correlación negativa entre el daño causado por el cogollero *Tuta absoluta* y la densidad de tricomas tipo VI, y sugirieron que la resistencia al cogollero está relacionada con la alta cantidad de ese tipo de tricomas.

Restrepo, Vallejo y Lobo (2006) al evaluar germoplasma silvestre de *Solanum* sección *Lycopersicum*, identificaron cinco accesiones de la especie *S. habrochaites* y una de *S. peruvianum*, con alta resistencia al pasador *N. elegantalis*.

Del cruzamiento entre plantas de tomate cultivado y accesiones silvestres de *S. habrochaites* resistentes al pasador se obtuvieron seis poblaciones híbridas. Se produjeron semillas de cuatro poblaciones RC₁ y cuatro poblaciones RC₂, las cuales presentaron baja eficiencia en el cruzamiento y poca cantidad de semilla por fruto; igualmente, se obtuvieron semillas de tres poblaciones F₂ y dos poblaciones F₃ (Restrepo, Vallejo y Lobo, 2007).

El objetivo de esta investigación fue la evaluación de poblaciones segregantes producidas a partir de cruzamientos entre tomate cultivado cv. maravilla y la accesión silvestre PI134418 de *S. habrochaites* var. *glabratum* resistente al pasador del fruto.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en el Centro Experimental de la Universidad Nacional sede Palmira. Se utilizó el diseño de bloques completos al azar con seis tratamientos y cinco repeticiones. Los tratamientos correspondieron a las poblaciones P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ y RC₂ (Tabla 1). La semilla de los parentales fueron cedidas por la Red de Recursos Genéticos y Biotecnología de Embrapa (Brasil), por el Centro de Recursos Genéticos de tomate

de la Universidad de California (USA), por Corpoica La Selva (Colombia) y por el Grupo de Investigación de Hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira.

Cada parcela experimental estuvo conformada por ocho plantas. Las dos plantas de los extremos se utilizaron para eliminar el efecto de bordes, las seis plantas centrales correspondieron a la parcela útil. Para disminuir el efecto de bordes en cada uno de los lados de cada bloque se sembró un surco adicional con plántulas de tomate del cv. maravilla. Con el fin de obtener un nivel suficiente de pasador en todas las parcelas experimentales se sembraron surcos intercalados con el mismo tomate cv. maravilla (muy susceptible al insecto). La distancia entre plantas fue de 0.60 m, entre surcos de 1.2 m y entre bloques de 2 m. Se realizó el manejo agronómico que se usa convencionalmente en cultivos comerciales de tomate, con la única diferencia de que una vez empezada la floración no se volvieron a aplicar insecticidas.

Se seleccionaron al azar ocho inflorescencias en cada una de las plantas de las seis poblaciones descritas (Tabla 1). A partir del análisis de todos los frutos producidos por dichas inflorescencias se evaluaron por planta las variables: número promedio de frutos por racimo, peso promedio de fruto, formato del fruto, color del fruto maduro, frutos afectados por pasador (%), número promedio de orificios de entrada de pasador por fruto y densidad promedio de tricomas por fruto. La variable frutos afectados por pasador (%) se transformó usando arcoseno \sqrt{x} y la variable número promedio de orificios de entrada por fruto se transformó usando $\sqrt{x+0.5}$.

Tabla 1. Tratamientos evaluados para la determinación de niveles de resistencia al pasador del fruto *N. elegantalis*.

Tratamiento	Descripción
P ₁	Parental muy resistente al pasador del fruto: PI134418 (accesión de <i>S. habrochaites</i> var. <i>glabratum</i>)
P ₂	Parental muy susceptible al pasador del fruto: tomate cultivar maravilla (<i>S. lycopersicum</i>).
F ₁	Híbrido interespecífico producto del cruzamiento entre P ₂ (♀) y P ₁ (♂).
F ₂	Población obtenida a partir de la autofecundación de la población F ₁ .
RC ₁	Población producto del cruzamiento entre las poblaciones: P ₂ (♀) y F ₁ (♂).
RC ₂	Población producto del cruzamiento entre las poblaciones: P ₂ (♀) y RC ₁ (♂).

Se realizó un análisis de varianza múltiple mediante el uso del procedimiento GLM Manova de

SAS, con miras a determinar si había o no diferencias significativas entre poblaciones para el conjunto de variables cuantitativas evaluadas. Se hizo comparación de medias a través de la prueba de DMS (diferencias mínimas significativas).

Se hallaron las correlaciones simples de Pearson entre las variables número promedio de frutos por racimo y peso promedio de fruto; y entre peso promedio de fruto y densidad promedio de tricomas por fruto, a través del procedimiento Corr. de SAS. Se determinaron las correlaciones parciales entre la variable dependiente frutos afectados por pasador (%), y cada una de las siguientes variables independientes número promedio de frutos por racimo, peso promedio de fruto y densidad promedio de tricomas por fruto (procedimiento corr. parcial de SAS).

Se realizó un análisis de regresión simple a través del procedimiento Reg. de SAS, entre la variable de respuesta frutos afectados por pasador (%) y la variable independiente peso promedio de fruto. De acuerdo con los frutos afectados con pasador (%) que presentó cada planta, éstas recibieron una calificación (de acuerdo con la escala de evaluación de daño propuesta en la Tabla 2).

Tabla 2. Escala de evaluación de daño causado por *N. elegantalis*.

Frutos afectados con pasador del fruto (%)	Calificación
0 – 5	Muy resistente
6 – 15	Resistente
16 – 20	Ligeramente susceptible
21 – 50	Susceptible
51 – 100	Muy susceptible

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis conjunto de las poblaciones

Se presentaron diferencias altamente significativas entre poblaciones para el conjunto de variables utilizadas en la evaluación de la resistencia al pasador (número promedio de frutos por racimo, peso promedio de fruto, frutos afectados por pasador (%), número promedio de orificios de entrada por fruto y densidad promedio de tricomas por fruto), que sugieren que existe al menos una población con un promedio del conjunto de descriptores que es significativamente diferente de las demás (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de varianza múltiple (Manova) para el conjunto de variables utilizadas en la evaluación de la resistencia al pasador del fruto.

Estadístico	Valor	F	Grados de libertad	Pr > F
Wilks' Lambda	0.01398930	44.02	25	<.0001
Pillai's Trace	1.99270649	18.69	25	<.0001
Hotelling-Lawley Trace	15.93273647	86.57	25	<.0001
Roy's Greatest Root	13.08310310	368.94*	5	<.0001

*El estadístico F para la raíz mayor de Roy es un límite superior.

La población P₁ (padre muy resistente al pasador) presentó número promedio de frutos por racimo significativamente diferente del promedio de la población P₂ (padre muy susceptible al pasador) (Tabla 4). La población F₁ (híbrido interespecífico) registró promedio de frutos por racimo, que está por encima del rango comprendido entre los dos parentales que le dieron origen, y por consiguiente, se puede inferir que esto se debe posiblemente a la manifestación de vigor híbrido. Por otro lado, las poblaciones segregantes F₂, RC₁ y RC₂, presentaron promedios similares de frutos por racimo, y significativamente diferentes de los mismos promedios de las poblaciones P₂ y F₁ (Tabla 4).

La población P₁ registró peso promedio de fruto significativamente menor que el mismo promedio de la población P₂ (Tabla 4). Las poblaciones F₁ y F₂ presentaron promedios de fruto por racimo, similares al promedio de la población P₁ y significativamente diferentes del promedio de la población P₂, y por tanto se puede inferir que posiblemente hay dominancia de los alelos que disminuyen la expresión de dicho carácter, es decir, que hay dominancia del tamaño pequeño de fruto sobre el tamaño grande del mismo (Tabla 4).

Tabla 4. Valores promedios de las variables usadas para la evaluación de la resistencia al pasador del fruto en las poblaciones producidas.

Población	Número frutos por racimo	Peso promedio de fruto (g)	Frutos afectados (%)	Orificios de entrada por fruto	Densidad tricomas por fruto
P ₁	6.0 a	2.0 a	0.0 a	0.0 a	5.0 a
P ₂	4.0 b	110.6 c	52.3 b	3.0 b	2.0 b
F ₁	7.2 c	7.7 ab	0.3 a	0.1 a	4.0 c
F ₂	5.1 d	10.0 b	1.1 a	0.6 a	2.7 d
RC ₁	5.4 ad	26.5 d	8.7 c	1.9 c	2.6 d
RC ₂	5.3 d	40.6 e	13.6 d	1.9 c	2.6 d

Medias dentro de la columna seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes de acuerdo con la prueba DMS (P < 0.01).

La población segregante RC₁ presentó peso promedio de fruto mayor y significativamente diferente con respecto al promedio de la población F₂, lo cual indica que el método del retrocruzamiento es más eficiente que el de la autofecundación, para contrarrestar la dominancia de los alelos que codifican por el tamaño pequeño del fruto (Tabla 4). Por otro lado, al comparar los pesos promedios de frutos por racimo de las poblaciones RC₁ y RC₂ se observó cómo este último fue mayor y significativamente diferente del primero, y por ende se pudo confirmar que al ir haciendo retrocruzamientos sucesivos hacia el padre recurrente (parental susceptible) es posible la recuperación paulatina del tamaño grande del fruto (Tabla 4).

El 52.3% de los frutos fueron afectados por pasador en la población P₂; mientras que en la población P₁ ningún fruto fue afectado por el insecto (Tabla 4). Las poblaciones F₁ y F₂ presentaron promedios de frutos afectados similares al promedio de la población P₁. Por otro lado, la población RC₂ registró promedio de frutos afectados significativamente mayor que el mismo promedio de la población RC₁, de lo cual, se puede deducir que a medida que se hacen retrocruzamientos sucesivos hacia el padre recurrente (parental susceptible) la resistencia se va diluyendo (Tabla 4). El alto porcentaje de frutos afectados en la población P₂ (padre susceptible) indicó que el nivel de infestación en condiciones de campo fue adecuado para evaluar la resistencia al pasador en las poblaciones evaluadas.

En la población P₁ ningún fruto presentó orificios de entrada de larvas de pasador; mientras que en la población P₂ se registró un promedio de tres orificios de entrada por fruto (Tabla 4). Las poblaciones F₁ y F₂ registraron promedios de orificios de entrada por fruto similares al promedio de la población P₁. Por otro lado, las poblaciones RC₁ y RC₂ presentaron promedios de orificios de entrada similares, pero significativamente diferentes de los promedios de las otras poblaciones (Tabla 4).

La población P₁ presentó densidad promedio de tricomas significativamente mayor que la densidad promedio de la población P₂ (Tabla 4). La población F₁ registró densidad promedio de tricomas que tiende a ser más parecida a la densidad de la población P₁. Por otro lado, las poblaciones segregantes F₂, RC₁ y RC₂ presentaron promedios de densidad de tricomas similares y significativamente diferentes de los mismos promedios de las poblaciones P₁, P₂ y F₁ (Tabla 4).

La variable peso promedio de fruto (PPF) registró alta asociación negativa con la densidad promedio de tricomas por fruto (DTF) y sugirió que a mayor peso

promedio de fruto ellos presentan menor densidad de tricomas (Tabla 5). Como se observa en la Tabla 4, la población P₁ presentó el menor peso promedio de fruto y la más alta densidad promedio de tricomas por fruto; mientras que la población P₂ registró el mayor peso promedio de fruto y la densidad de tricomas por fruto más baja. Por otro lado, se presentó alta asociación negativa entre las variables número promedio de frutos por racimo (NFR) y peso promedio de fruto (PPF), lo cual era de esperarse (Tabla 5).

Tabla 5. Correlaciones simples entre las variables número promedio de frutos por racimo (NFR) y peso promedio de fruto (PPF); y entre (PPF) y densidad promedio de tricomas por fruto (DTF).

Variables	NFR	PPF	DTF
NFR	1.00	- 0.54**	-----
PPF		1.00	-0.59**
DTF			1.00

** = Correlación altamente significativa (< 0.01% de probabilidad).

Se presentó alta asociación positiva entre las variables frutos afectados por pasador (FAP) y peso promedio de fruto (PPF) (Tabla 6). Este resultado es similar al encontrado por Salinas, Vallejo y Estrada (1993) que reportaron correlación simple positiva ($r = 0.4870$; $p = 0.01$) entre el número de frutos dañados por pasador y el peso promedio de fruto. Por otro lado, no se presentó asociación entre la variable frutos afectados por pasador (FAP) y las variables número promedio de frutos por racimo (NFR) y densidad promedio de tricomas por fruto (DTF) (Tabla 6). De lo anterior se infiere que solo la variable peso promedio de fruto por racimo tuvo efecto importante sobre el ataque de los frutos por parte del insecto.

Tabla 6. Correlaciones parciales entre la variable dependiente frutos afectados por pasador (FAP) y las variables independientes número promedio de frutos por racimo (NFR), peso promedio de fruto (PPF) y densidad promedio de tricomas por fruto (DTF).

Variables	FAP
NFR	- 0.08
PPF	0.85 **
DTF	0.05

** = Correlación altamente significativa (< 0.01% de probabilidad).

Al realizar el análisis de regresión simple entre la variable independiente peso promedio de fruto (PPF) y la variable dependiente frutos afectados por pasador

(FAP), se encontró que el modelo que establece la mejor relación entre las variables es el modelo de una línea recta, cuya ecuación fue:

$$\overline{FAP} = \overline{FAP}_{19} + 0.47^{**} (PPF - 19) \quad (R^2 = 0.8230)$$

\overline{FAP}_{19} = promedio de frutos afectados por planta cuando el PPF es igual a 19 gramos

La ecuación se cumple rigurosamente para valores de peso promedio de fruto superiores a 19.0 g e inferiores a 150 g. Un porcentaje muy bajo de frutos con peso promedio inferior a 19 g fueron ocasionalmente atacados por el insecto, y por ende se puede inferir que el insecto no tiene preferencia por frutos muy pequeños.

De la ecuación se deduce que por un incremento de un gramo en el peso promedio de fruto (a partir de frutos con un peso promedio de 19 g), el porcentaje de frutos afectados por pasador se incrementa en 0.47%. El valor del coeficiente de determinación indica que este modelo explica el 82.30% de la variabilidad observada en el porcentaje de frutos afectados por pasador por planta. El nivel de significancia calculado para esta variable fue menor al 0.0001, el cual es inferior al nivel de significancia crítico 0.01, y por ende la variable fue altamente significativa en el modelo.

Del análisis conjunto de los resultados obtenidos al realizar las correlaciones parciales y la regresión simple se pudo inferir que los tricomas y el número promedio de frutos por racimo no ejercieron ningún efecto sobre el ataque de los frutos por parte del pasador; mientras que el peso promedio de fruto sí tuvo un efecto importante sobre dicho ataque, de tal manera que el insecto tiende a producir un mayor daño a medida que se incrementa el peso promedio de fruto.

El hecho de que los tricomas de la variedad *glabratum* de *S. habrochaites* no sean un factor que confiera resistencia al pasador del fruto *N. elegantalis*, es muy interesante, pues dicho factor al actuar como barrera física o como productor de aleloquímicos tipo 2-tridecanona y 2-undecanona es el que se ha encontrado asociado con la resistencia de varios insectos plaga de tomate diferentes a *N. elegantalis* (Williams *et al.*, 1980; Zamir *et al.*, 1984; Kennedy, Farrar y Kashyap, 1991; Eigenbrode *et al.*, 1993; Barbosa y Maluf, 1996; Pocoví *et al.*, 1998; y Aragao *et al.*, 2000).

Análisis por población

Todas las plantas evaluadas de la población P₁ (accesión PI134418 de la variedad *glabratum* de *S.*

habrochaites) presentaron 0.0% de frutos afectados por pasador, y por ende fueron catalogadas como muy resistentes. Además, todas presentaron color del fruto maduro verde claro, formato de fruto ligeramente achatado y muy alta densidad de tricomas en los frutos (Tabla 7). Algunas plantas de esta población presentaron frutos que tenían posturas de pasador; sin embargo, no se presentó daño causado por el insecto.

Las plantas de la población P₂ (cultivar maravilla de *S. lycopersicum*) presentaron entre 37.0% y 76.9% de frutos afectados por pasador, y fueron clasificadas como susceptibles o muy susceptibles al insecto; igualmente, presentaron frutos maduros de color rojo, formato de fruto tipo chonto y baja densidad de tricomas en los frutos (Tabla 7).

En la población F₁ (híbrido interespecífico) solo dos plantas presentaron porcentajes muy bajos de frutos afectados (2.4% y 5.1%, respectivamente) y fueron catalogadas como muy resistente y resistente respectivamente; el resto de plantas presentaron 0.0% de frutos afectados y se clasificaron como muy resistentes. Todas las plantas exhibieron frutos maduros de color amarillo claro, alta densidad de tricomas en frutos y formatos redondo o ligeramente achatado (Tabla 7).

Tabla 7. Nivel de resistencia, color del fruto maduro, formato de fruto y densidad de tricomas, de las plantas de las poblaciones P₁, P₂, F₁ y F₂ de *Solanum* sección *Lycopersicum*.

Población	Calificación	Color fruto maduro	Formato fruto	Densidad tricomas
P ₁	Muy resistentes Susceptibles	Verde claro	LA	Muy alta
P ₂	o muy susceptibles	Rojo	Chonto	Baja
F ₁	Muy resistentes o resistentes	Amarillo	Redondo LA	Alta
F ₂	Muy resistentes o resistentes	Naranja Verde claro Tonos de amarillo	Redondo LA Achatado	Muy baja baja, media, alta

* = Escala de daño (ver Tabla 2). LA = ligeramente achatado.

En la población F₂ solo tres plantas registraron porcentaje muy bajo de frutos afectados (2.0, 3.4 y 11.5%, respectivamente) y fueron catalogadas las dos primeras como muy resistentes y la última como resistente; las demás plantas presentaron 0.0% de frutos afectados y se clasificaron como muy resistentes. Las plantas exhibieron frutos maduros de colores diferentes (naranja, verde claro o diversas tonalidades de amarillo), densidades de tricomas en frutos (muy baja, baja, media o alta), y formatos de fruto redondo, ligeramente achatado o achatado (Tabla 7). Como se aprecia, la población F₂ se comportó como la típica segregante

para los caracteres color del fruto maduro, densidad de tricomas y formato de fruto; sin embargo, no se comportó de la misma manera para el carácter frutos afectados por pasador. Lo anterior se debió posiblemente a que los frutos de las plantas de esta población presentaron peso promedio muy bajo (10.0 g/planta), y por consiguiente no fueron atractivos para el insecto.

Las plantas de la población RC₁ presentaron entre 0.0% y 40.9% de frutos afectados por pasador y fueron clasificadas como muy resistentes, resistentes, ligeramente susceptibles o susceptibles al insecto; igualmente, presentaron frutos maduros de diversos colores (rojo claro, naranja o diferentes tonalidades de amarillo), formato de fruto tipo (redondo, chonto o ligeramente achatado) y densidades de tricomas en los frutos baja, media o alta (Tabla 8). De los resultados se infiere que la población RC₁ se comportó como la típica segregante para todos los caracteres evaluados.

Tabla 8. Nivel de resistencia, color del fruto maduro, formato de fruto y densidad de tricomas de las plantas de las población RC1 de *Solanum* sección *Lycopersicum*.

Planta	Calificación	Color fruto maduro	Formato fruto	Densidad tricomas
1	Susceptible	Rojo claro	Redondo	Media
2	Muy resistente	Amarillo rojizo	Redondo	Baja
3	Muy resistente	Amarillo claro	Redondo	Alta
4	Muy resistente	Naranja	Redondo	Media
5	Resistente	Amarillo	Redondo	Media
6	Resistente	Rojo claro	Redondo	Media
7	Muy resistente	Amarillo rojizo	Redondo	Baja
8	Lig. susceptible	Rojo claro	Chonto	Baja
9	Lig. susceptible	Amarillo	Chonto	Media
10	Lig. susceptible	Naranja	Redondo	Baja
11	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Media
12	Lig. susceptible	Rojo claro	Chonto	Baja
13	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
14	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
15	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
16	Resistente	Amarillo	Redondo	Media
17	Resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
18	Lig. susceptible	Amarillo claro	Lig. Achatado	Baja
19	Lig. susceptible	Rojo claro	Redondo	Baja
20	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
21	Resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
22	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
23	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
24	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Baja
25	Muy resistente	Rojo claro	Lig. Achatado	Alta
26	Resistente	Rojo claro	Chonto	Media
27	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Alta
28	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Media
29	Susceptible	Rojo claro	Redondo	Media
30	Resistente	Amarillo	Redondo	Media

* = Escala de daño (ver Tabla 2). Lig. = ligeramente.

Las plantas de la población RC₂ presentaron entre 0.0% y 34.6% de frutos afectados por pasador y fueron clasificadas como muy resistentes, resistentes, ligeramente susceptibles o susceptibles al insecto; igualmente, presentaron frutos maduros de diversos colores (amarillo, naranja o diferentes tonalidades de rojo), formato de fruto tipo chonto o redondo, y densidades de tricomas en los frutos baja, media o alta (Tabla 9). Como se aprecia, la población RC₂ también se comportó como la típica segregante para todos los caracteres evaluados.

Tabla 9. Nivel de resistencia, color del fruto maduro, formato de fruto y densidad de tricomas de las plantas de las población RC2 de *Solanum* sección *Lycopersicum*.

Planta	Calificación	Color fruto maduro	Formato fruto	Densidad tricomas
1	Resistente	Rojo	Chonto	Baja
2	Muy resistente	Rojo	Redondo	Media
3	Lig. susceptible	Rojo claro	Redondo	Media
4	Muy resistente	Rojo	Chonto	Media
5	Resistente	Amarillo	Chonto	Baja
6	Muy resistente	Rojo claro	Chonto	Baja
7	Susceptible	Rojo	Redondo	Baja
8	Resistente	Rojo	Chonto	Baja
9	Lig. susceptible	Rojo claro	Redondo	Baja
10	Resistente	Rojo	Redondo	Media
11	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Media
12	Susceptible	Rojo	Chonto	Baja
13	Lig. susceptible	Rojo	Chonto	Baja
14	Susceptible	Rojo claro	Chonto	Baja
15	Muy resistente	Rojo	Redondo	Media
16	Muy resistente	Rojo claro	Redondo	Media
17	Muy resistente	Rojo	Chonto	Media
18	Resistente	Naranja	Redondo	Alta
19	Lig. susceptible	Rojo	Redondo	Media
20	Muy resistente	Rojo claro	Chonto	Alta
21	Resistente	Naranja	Redondo	Baja
22	Resistente	Rojo claro	Chonto	Media
23	Muy resistente	Rojo	Chonto	Media
24	Susceptible	Rojo claro	Redondo	Baja
25	Susceptible	Naranja	Redondo	Baja
26	Susceptible	Rojo	Chonto	Baja
27	Lig. susceptible	Naranja	Chonto	Baja
28	Resistente	Naranja	Chonto	Baja
29	Susceptible	Naranja	Chonto	Media

* = Escala de daño (ver Tabla 2). Lig. = ligeramente.

Al analizar la relación entre las variables peso promedio de fruto y frutos afectados por pasador en las plantas de la población RC₁, se observa en la Figura 1 que es posible obtener plantas recombinantes con resistencia al pasador y pesos promedios de fruto superiores a la media de la población (plantas 6, 14, 15, 24 y 25). La mayoría de esos recombinantes presentaron baja densidad de tricomas y confirmaron que ese factor no es el responsable de la resistencia al pasador.

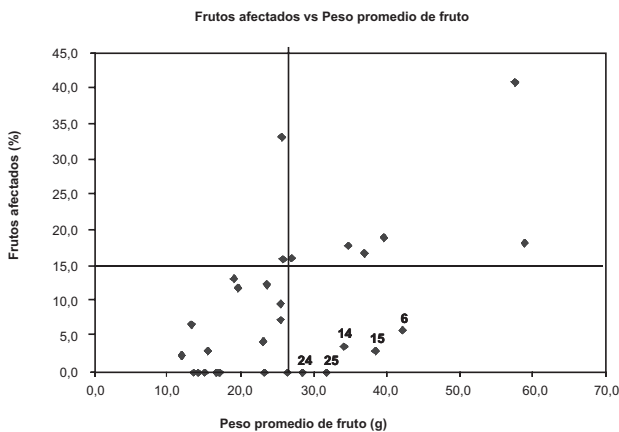


Figura 1. Relación entre las variables peso promedio de fruto y frutos afectados por pasador

Del análisis de la relación entre las variables peso promedio de fruto y frutos afectados por pasador en las plantas de la población RC₂, se observó que también es posible obtener plantas recombinantes con resistencia al pasador y pesos promedios de fruto superiores a la media de la población (plantas 1, 4, 8, 10, 15 y 22). La mayoría de esos recombinantes presentaron densidad baja o media de tricomas y confirmaron nuevamente que ese factor no es el responsable de la resistencia al pasador (Figura 2).

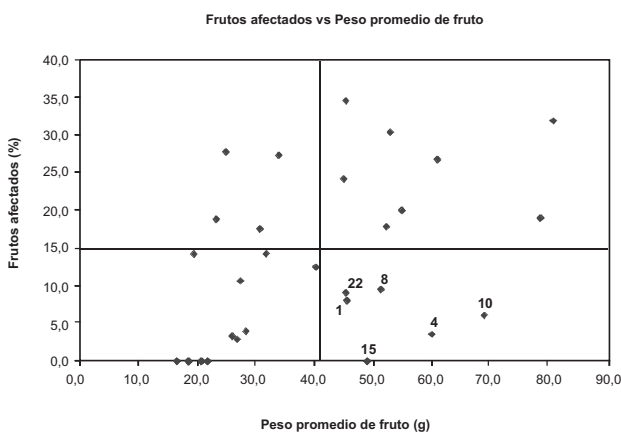


Figura 2. Relación entre las variables peso promedio de fruto y frutos afectados por pasador en las plantas de la población RC₂ de *Solanum* sección *Lycopersicum*.

La identificación de recombinantes RC₂ resistentes al pasador y con pesos promedios de fruto que fluctuaron entre 45.1g y 68.6 g, es muy valiosa, pues el insecto tiende a producir mayor daño a medida que se incrementa el peso promedio de fruto. De lo anterior se infiere que el método del retrocruzamiento fue efectivo en romper gradualmente la asociación negativa entre el

peso promedio de fruto y la resistencia al insecto, y por consiguiente es posible que al continuar realizando retrocruzamientos hacia el tomate chonto cultivado se pueda seguir incrementando paulatinamente el peso promedio de fruto y conservar la resistencia al pasador del fruto.

CONCLUSIONES

Al comparar las diversas poblaciones provenientes de autofecundación y retrocruzamiento se encontró dominancia de los alelos que disminuyen la expresión del carácter peso promedio de fruto.

El método del retrocruzamiento resultó más eficiente que el de la autofecundación para contrarrestar la dominancia de los alelos que codifican por el tamaño pequeño de fruto.

Los tricomas y el número promedio de frutos por racimo no ejercieron ningún efecto sobre el ataque de los frutos por parte del pasador; mientras que el peso promedio de fruto tuvo efecto importante sobre dicho ataque, de tal manera que el insecto tiende a producir un mayor daño en la medida en que se incrementa el peso promedio de fruto.

Las poblaciones RC₁ y RC₂ se comportaron como típicas segregantes para los caracteres evaluados y exhibieron amplia variabilidad en los mismos.

El método del retrocruzamiento permitió romper gradualmente la asociación negativa entre el peso promedio de fruto y la resistencia al insecto.

Se obtuvieron plantas recombinantes RC₂ con resistencia al pasador y pesos promedios de fruto que fluctuaron entre 45.1g y 68.6 g. La mayoría de esos recombinantes presentaron baja densidad de tricomas y confirmaron que ese factor no fue el responsable de la resistencia al insecto.

AGRADECIMIENTOS

El artículo se derivó de la tesis doctoral de E. F. Restrepo S. adelantada con recursos del Programa de Investigación Mejoramiento Genético, Agronomía y Producción de Semillas de Hortalizas de la sede Palmira, con apoyo de Colciencias y la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica La Selva).

BIBLIOGRAFÍA

1. Aragao, C. A.; Maluf, W. R.; Dantas, B. F.; Gavilanes, M. L.; Cardoso, M. D. 2000. Tricomas foliares asociados a resistencia ao acaró rajado (*Tetranychus urticae* Koch) em linhagens de tomateiro com alto teor de 2-tridecanona nos folíolos. *Cienc. Agrotec.* 24: 81-93.

2. Barbosa, L. V.; Maluf, W. R. 1996. Heritability of 2-tridecanone-mediated arthropod resistance in an interspecific segregating generation of tomato. *Rev Bras Genet.* 19 (3) : 465-468.
3. Eigenbrode, S. D.; Trumble, J. T. 1993. Antibiosis to bett armyworm (*Spodoptera exigua*) in *Lycopersicon* accessions. *Hortic Sci.* 28 (9): 932-934.
4. Eiras, A.; Blackmer, J. 2003. Time of eclosion and larval behavior of the tomato fruit borer, *N. elegantalis* (Guenée) (Lepidoptera: Crambidae) on tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Sci Agric.* 60 (1): 195 -197.
5. Kennedy, G.; Farrar, R.; Kashyap, R. 1991. 2-tridecanone glandular trichome mediated insect resistance in tomato. Effects on parasitoids and predators of *Heliothis zea*. American Chemical Society Symposium. No. 449. p. 150-165.
6. Luckwill, L. C. 1943. The genus *lycopersicon* : an historical, biological, and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes. Aberdeen University Studies. 120: 1-44.
7. Marcano, R. V. 1991. Estudio de la biología y algunos aspectos del comportamiento del perforador del fruto del tomate *Neoleucinodes elegantalis* (Lepidoptera: Pyralidae) en tomate. *Agron Trop* (Maracay). 41 (5): 257-263.
8. Neves, L. G.; Leal, N. R.; Rodrigues, R.; Pereira, N. E. 2003. Estimativa de parámetros genéticos e correlacao entre componentes de resistencia a traca do tomateiro em progenies de *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* f. *glabratum*. *Hortic Bras.* 21 (3): 458-461.
9. Pocióv, M.; Gilardón, E.; Gorustovich, M.; Olsen, A.; Gray, L.; Hernández, C.; Petrinich, C.; Collavino, G. 1998. 2-tridecanona y su asociación con la resistencia a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyrick) y a la araña roja (*Tetranychus urticae* Koch). *Rev. Fac. Agron Univ Nac La Plata.* 103 (2): 165-171.
10. Restrepo, E. F.; Vallejo, F. A.; Lobo, M. 2006. Evaluación de la resistencia al pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* y caracterización morfoagronómica de germoplasma silvestre de *Lycopersicon* spp. *Acta Agron.* (Palmira). 55 (1): 15-21.
11. Restrepo, E. F.; Vallejo, F. A.; Lobo, M. 2007. Producción de poblaciones segregantes resistentes al pasador del fruto a partir de cruzamientos entre tomate y accesiones silvestres de *Lycopersicon* spp. *Acta Agron.* (Palmira). 56 (1): 1-6 .
12. Salinas, A. H.; Estrada, E. I.; Vallejo, F. A. 1993. Evaluación de la resistencia al pasador del fruto del tomate *Neoleucinodes elegantalis* (Guenée) en materiales de *Lycopersicon hirsutum* Hum y Bonpl y *Lycopersicon pimpinellifolium* (Just) Mill y su transferencia a materiales cultivados de tomate *L. esculentum* Mill. *Acta Agron* (Palmira) 43(1): 44-56.
13. Vallejo C.; Franco A. 1999. Mejoramiento genético y producción de tomate en Colombia. Palmira: Universidad Nacional de Colombia. 216 p.
14. Williams, W. G.; Kennedy, G. G.; Yamamoto, E. T.; Thacker, J. D.; Bordner, J. 1980. 2-tridecanone: a naturally occurring insecticide from the wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*. *Science.* 207: 888-889.
15. Zamir, D.; Ben-David, T.; Rudich, J.; Juvik, J. 1984. Frequency distributions and linkage relationships of 2-tridecanone in interspecific segregating generations in tomato. *Euphytica.* 33: 481-48.